

徐氏蕨属——中国云南早泥盆世陆地植物的一个新属*

李 承 森

(中国科学院植物研究所)

一、引 言

我国云南曲靖地区早泥盆世植物的研究开始于本世纪二十年代。Halle、徐仁、李星学、蔡重阳、卢礼昌和欧阳舒等人通过对植物大化石、孢子及地层的研究,提供了不少宝贵资料。本文描述了来自这一地区龙华山和翠峰山的下泥盆统徐家冲组(相当西欧埃姆斯阶^[1,2])地层中的陆地植物——徐氏蕨属(新属) *Hsüa* gen. nov.。通过形态学和解剖学的研究,确定这种植物属于鹿角蕨目 *Rhyniales* 顶囊蕨科 *Cooksoniaceae*。并对顶枝的演化和早期陆地植物起源问题作了探讨。

二、特征描述

徐氏蕨属 新属

Hsüa gen. nov.模式种: 徐氏蕨 *Hsüa robusta* (Li et Cai) C. S. Li

属的特征: 植物体直立生长和次生匍匐生长。主轴假单轴分枝。营养枝、生殖枝、根状枝和根托状枝均为侧生的二叉分枝。营养枝和生殖枝分化不完全。生殖枝顶生圆形至肾形或宽肾形孢子囊。孢子囊沿远端边开裂成相等的二瓣。同型孢子,具三射线。气孔器为无规则型。原生中柱,心始式。

徐氏蕨 新组合

Hsüa robusta (Li et Cai) C. S. Li, comb. nov.

Cooksonia zhanyiensis Li et Cai 《地质学报》52(1):10, 图版 II:6, 1978。——*Taeniocrada robusta* Li et Cai 《地质学报》52(1):10, 图版 II:7—14, 1978。

(一) 形态学特征

1. 主轴

主轴假单轴分枝(图版 3:1, 4),至少长 24 厘米,两端缺失,远端没有渐细的趋势。主轴宽 6—10 毫米,在与侧枝分枝处稍有加粗。主轴维管束宽 1.2—2.4 毫米。侧枝互生间距为 1.6—5 厘米。侧枝与主轴成锐角时,形成直立生长的趋势;近直角时,侧枝呈现平铺在层面上的状态,但仍然可以见到侧枝在主轴上的螺旋排列(图版 3:1)。主轴之间二叉分枝,夹角 20°(图版 4:2)。

* 本文是硕士研究生论文,承导师徐仁教授直接指导。野外工作承耿宝印同志帮助,实验工作承朱为庆同志指导和古植物室其他同志大力帮助,复原图承冀朝桢同志帮助,图版照片由朱培君、高桂珍同志洗印。在此一并致谢。

此属赠誉于徐仁教授。

2. 营养枝、生殖枝及分枝形式

营养枝宽 2—5 毫米,长 0.1—6 厘米。成熟的生殖枝 3—4 次等二叉分枝到不等二叉分枝,宽 1.5—10 毫米,总长 11 厘米,所有保存下来的末级小枝均顶生圆形至肾形孢子囊(图版 3:1,图版 4:1,图版 5:1)。幼枝拳卷(图版 5:3)。侧枝的分枝形式以等二叉分枝为主(图版 3:1,图版 4:1 主轴 3 的侧枝,图版 5:1)。但在个体发育中出现了从等二叉分枝向不等二叉分枝的变化,并有进一步向假单轴分枝演化的趋势(图版 4:1 主轴 1 的侧枝,图版 5:2)。侧枝等二叉分枝时呈鹿角状(图版 3:1),各次分枝的角度 50° — 80° ,各级小枝宽 1.5—7.5 毫米,长 2.6—3.4 厘米。不等二叉分枝的形成是侧枝越顶生长的结果(图版 4:2 左侧主轴上的幼枝)。

3. 轴生瘤、根状枝和根托状枝

在主轴上位于侧枝腋部上方 4.5 毫米处侧生一个瘤状突起,称为轴生瘤(图版 5:4—6)。瘤圆形,直径 2.2—2.4 毫米,边缘光滑。进入瘤基部的维管束宽 1 毫米。

在主轴上位于侧枝腋部上方 4.5—9 毫米处,有时侧生一种小型二叉分枝系(图版 6:1, 2, 8)。与其相似的分枝系出现在泥盆镰蕨 *Drepanophycus devonicus* 的匍匐茎和根状茎上,被认为是根^[17]。但在我们的标本上尚未发现根的解剖学证据,因此称之为根状枝。根状枝多垂直于主轴,以 30° — 80° 角三次二叉分枝,宽 0.3—1 毫米,总长 1.5 厘米。进入根状枝的维管束宽约 0.1 毫米。

在主轴上位于侧枝腋部上方 5.5—9 毫米处,有时侧生一种比根状枝粗而又比侧枝细的枝(图版 6:3, 4)。其上可生有根状枝,类似现代卷柏的根托,因此称之为根托状枝。根托状枝多垂直于主轴,二叉分枝,宽 3 毫米,维管束宽 0.3—0.7 毫米。根状枝自根托状枝的一侧或两侧生出(图版 6:5—7),其形态与主轴上生出的根状枝相同。

4. 维管束

植物体不同部位中维管束的变化有如下特征: ① 主轴维管束宽约 2 毫米。主轴之间二叉分枝时,维管束在分枝点下方约 1 厘米处先行分叉,形成等宽的两枝,每枝宽约 1 毫米(图版 4:2)。② 侧枝与主轴分枝时,维管束在分枝点下方以约 20° 角先行分叉,形成粗细两枝。保留在主轴内的一枝宽 1.5—2.2 毫米,伸向侧枝的一枝宽 0.2—0.5 毫米。后者进入侧枝后略有增粗(图版 3:1, 5)。③ 位于轴生瘤附近的主轴维管束宽 2 毫米,先以 40° 角二分叉。分叉后的主轴维管束宽 1.7 毫米,伸向侧枝的维管束宽 0.3 毫米。随后主轴维管束又以 20° 角再次二分叉。分叉后的主轴维管束宽 1.3 毫米,另一枝宽 0.7 毫米。后者向上延伸 2 毫米后,垂直主轴维管束伸向瘤,并加宽到 1 毫米(图版 5:4—6)。④ 位于根状枝附近的主轴维管束宽 2 毫米,先以 30° 角二分叉。分叉后的主轴维管束宽 1.5 毫米,伸向侧枝的维管束宽 0.5 毫米。随后主轴维管束又以锐角再次二分叉。分叉后的主轴维管束宽 1.2 毫米,另一枝宽 0.8 毫米,并垂直主轴维管束伸向根状枝。后者进入根状枝后变细(图版 6:1, 2)。⑤ 位于根托状枝附近的主轴维管束宽 2.4 毫米,先以 30° 角二分叉。分叉后的主轴维管束宽 2.2 毫米,伸向侧枝的维管束宽 0.2 毫米。随后主轴维管束又以 10° — 30° 角再次二分叉。分叉后的主轴维管束宽 1.5—1.7 毫米,另一枝宽 0.6—0.7 毫米。后者向上延伸约 3 毫米后,垂直主轴维管束伸向根托状枝,并加宽到 1.0—1.1 毫米(图版 6:3, 4)。⑥ 侧枝中小枝分枝时,维管束在分枝点下方约 1 厘米处先行分叉,形成

等细的两枝。每枝宽 0.2—0.3 毫米。这两支维管束平行延伸到分枝点才分开, 伸向次一级的小枝(图版 3:6)。

表 1 中维管束宽度变化的比值表明: 主轴之间或小枝之间分枝时, 维管束分叉形成等宽的两枝, 其比值为 1。侧枝与主轴分枝时, 维管束分叉形成粗细明显不等的两枝, 其比值为 0.1—0.3。根状枝或根托状枝与主轴分枝时, 以及轴生瘤与主轴之间, 维管束分叉形成宽度较接近的两枝, 其比值为 0.5—0.7。

表 1 维管束宽度的变化

维 管 束 之 比	宽 度 之 比 (mm)	比 值	图 版
主轴二叉分枝后, 主轴维管束: 主轴维管束	1:1	1	4:2
侧枝二叉分枝后, 小枝维管束: 小枝维管束	0.2:0.2	1	4:1
	0.3:0.3	1	3:6
侧枝与主轴分枝后, 伸向侧枝的维管束: 主轴维管束	0.4:2	0.2	3:1
	0.3:1.9	0.16	3:5
	0.5:1.5	0.33	6:1, 2
	0.2:2.2	0.09	6:3, 4
根状枝与主轴分枝后, 伸向根状枝的维管束: 主轴维管束	0.8:1.2	0.67	6:1, 2
根托状枝与主轴分枝后, 伸向根托状枝的维管束: 主轴维管束	0.6—1.1:1.7	9(平均):17=0.53	6:3, 4
	0.7—1.1:1.5	9(平均):15=0.6	
维管束分叉后, 伸向轴生瘤的维管束: 主轴维管束	0.7—1:1.3	9(平均):13=0.69	5:4, 5

5. 关于根状枝的定名

根状枝 (root-like branch) 是一种小型二叉分枝系(图版 6:1, 2)。其宽是主轴的 $1/8—1/30$, 是侧枝的 $1/6—1/20$; 长是侧枝的 $1/7$ 。根状枝细小, 有利于在土壤里生长。主轴内伸向根状枝的维管束比伸向侧枝的维管束宽 1—4 倍, 而与分叉后的主轴维管束的宽度较接近(表 1)。这可能是由于根状枝从外界吸收大量水分向主轴输送的结果。目前没有发现这种植物具有假根。因此, 很可能是依靠这种根状器官吸收水分。但是, 由于没有发现根的解剖学证据, 暂称之为根状枝。

轴生瘤、根状枝和根托状枝在主轴上具有相同的着生位置。主轴内伸向它们的维管束又具有相似的特征。可以认为, 根状枝和根托状枝是由轴生瘤分别生长而来的。

6. 植物体的次生匍匐生长

主轴至少长 24 厘米, 主轴之间是二叉分枝。因此, 植物体总长度应几倍于 24 厘米。主轴维管束宽约 2 毫米, 不足以支持植物体无限度的直立生长, 便会出现次生匍匐生长。侧枝与主轴近直角分枝时横向伸展, 平铺在层面上(图版 3:1, 图版 4:1 的主轴 3)。根据维管束的分叉点位于分枝点下方的特征可以判断主轴的生长方向。标本上有些主轴具有相同的生长方向(图版 3:1)。说明它们是一同向前生长或至少是直立生长向同一方向倾倒的。根状枝的出现有利于次生匍匐生长。

7. 孢子囊的形状和开裂

本文统计的 313 个孢子囊(其中 22 个保存在与主轴相连的生殖枝上), 高 0.8—4.2 毫

米,宽 1.0—8.2 毫米(图 1)。按照孢子囊的高与宽的比,把它们分为:圆形、肾形和宽肾形。以肾形为主(图 1,表 2,图版 7:1—6)。孢子囊和囊柄分界清晰。囊柄两边基本平行(图版 7:1—5)。但有的囊柄在与孢子囊相接处呈现逐渐的扩大(图版 7:6)。孢子囊沿远端边开裂成相等的两瓣(图版 7:7—9)。

表 2 孢子囊形状分析

孢子囊 \ 囊 形	圆 形	肾 形	宽 肾 形
高与宽之比	高:宽 ≥ 1	1>高:宽 ≥ 0.5	0.5>高:宽
高度 (mm)	1.3—3	0.8—4.2	1.2—3.5
宽度 (mm)	1.2—2.7	1—7	3.3—8.2
个 数	15	242	56
百分比(%)	4.8	77.3	17.9

8. 孢子囊及囊柄生长发育中的特征

枝的顶端细胞或原始细胞群分化形成相等的二部分分生组织,使枝顶膨大成为倒三角状,最宽处 3.1 毫米。在倒三角的两个外顶点各发育一个圆形幼囊,分别为(宽 $\times$ 高) 1.5 $\times$ 1.4 毫米,1.2 $\times$ 1.3 毫米(图版 3:2,3)。顶生幼囊的幼枝向两侧水平生长成丁字形,并向向下内拳卷,将幼囊包在中心(图版 7:10)。进一步生长,两个幼枝逐渐向前伸展成 Y 字形,夹角约 90°(图版 7:11)。待两枝完全展开伸直,夹角约 50°时,孢子囊也发育成肾形,具柄(图版 7:12,13)。如果顶生幼囊的幼枝不伸长或略有生长,则形成两个孢子囊紧靠枝端生长,不具柄(图版 5:7),或具短柄(图版 7:14,15)。

9. 孢子

孢子赤道轮廓圆形,直径 18—36 微米,平均 27 微米。壁光滑。三射线简单,长度为半径的一半。孢子沿三射线萌发,裂口清晰(图版 7:16—18)。

(二) 解剖学特征

1. 主轴

主轴由原生中柱、皮层组织(在化石中成为很薄的炭化层)和表皮组成。在主轴维管束的横切面上,管胞为不规则的圆形、椭圆形和多边形。管胞壁为黑色的炭化物。管胞腔内为充填的黄色矿化物(图版 8:1,2)。在远离分枝点的横切面上,靠近中央的管胞小,直径约 10 微米,为原生木质部;周围的管胞大,直径约 30 微米,为后生木质部。因此,中柱是心始式(centrarch)(图版 8:1)。在靠近分枝点的横切面上,中央暗色的原生木质部略有分化。后生木质部的个别梯纹管胞保存较好(图版 8:2,3)。管胞的内模化石(cast)上没有保存次生加厚,但其凹陷处即是次生加厚的位置(图版 8:4)。后生木质部管胞的石化化石(petrifaction)上,梯纹状次生加厚保存清晰(图版 8:5)。当主轴维管束的纵切面经过管胞壁时,次生加厚为完整的横棒状;当切面经过管胞腔时,次生加厚为点状或短线状。后生木质部管胞的次生加厚以梯纹状为主,有时可见到梯纹—网纹状。管胞末端渐尖(图版 8:6—9)。

2. 表皮和气孔器

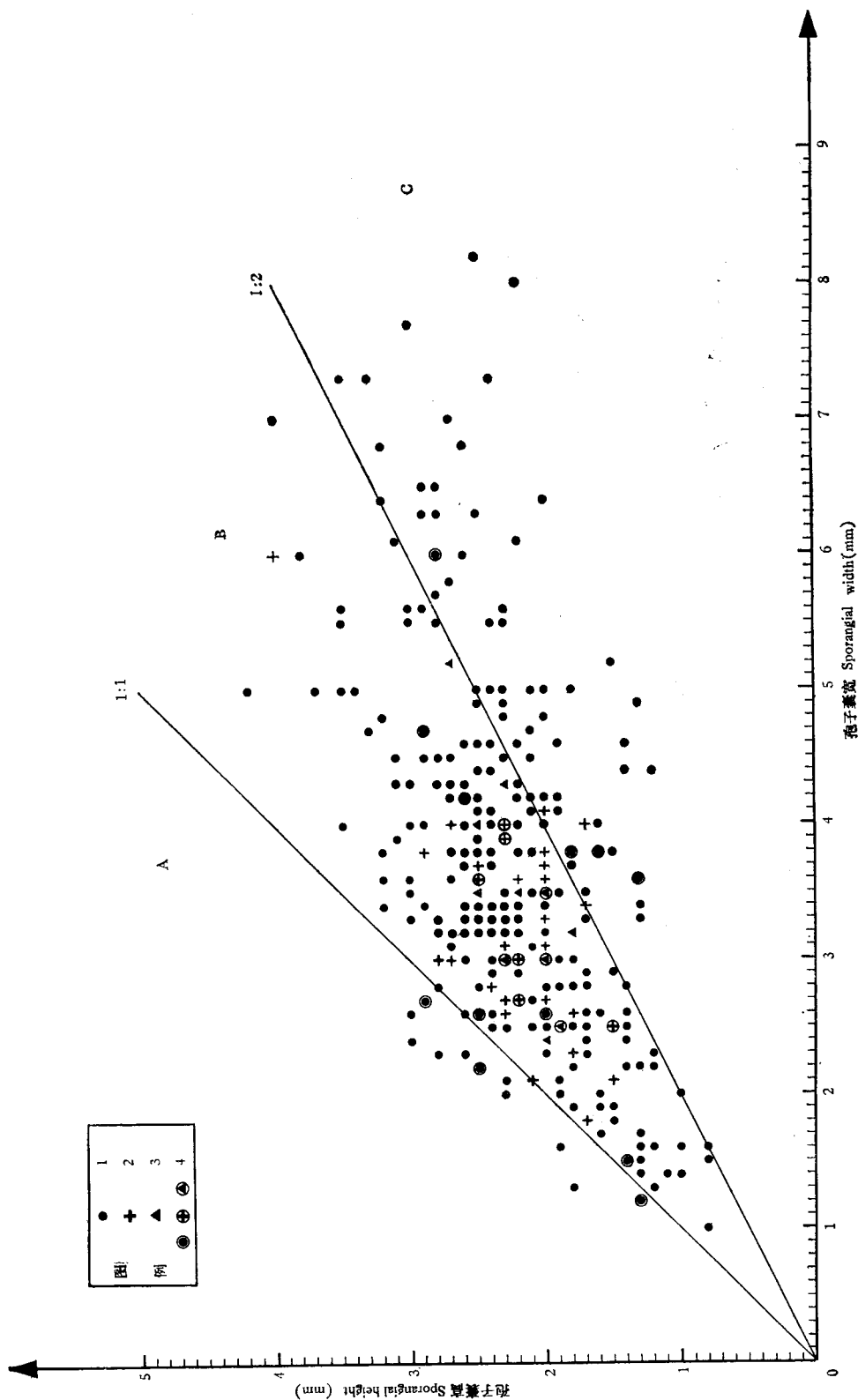


图 1 孢子囊座标图 Rectangular coordinates of sporangia

A. 圆形孢子囊 Round sporangia. B. 肾形孢子囊 Reniform sporangia. C. 宽肾形孢子囊 Wide reniform sporangia. 1. 徐氏蕨的一个孢子囊 One sporangium of *Hsüa robusta*; 2. 徐氏蕨的二个孢子囊 Two sporangia of *Hsüa robusta*; 3. 徐氏蕨的三个孢子囊 Three sporangia of *Hsüa robusta*; 4. 图中有一个孢子囊保存在与主轴相连的生殖枝上 The branch on which one sporangium inside the circle is terminated is preserved connecting with the main axis on our specimens.

主轴和侧枝的表皮细胞以长方形为主,端壁斜。长 60—290 微米,宽 25—60 微米。侧枝与主轴分枝部位的表皮细胞以圆形和等直径多边形为主,直径 50—120 微米(图版 8:10)。扫描电镜下观察,角质层内面的表皮细胞的形态保存完好(图版 9:6)。表皮毛脱落后的基部呈圆孔状,孔口微微隆起,直径约 5 微米(图版 9:7)。表皮上具有乳头状微型瘤,直径 0.1—0.5 微米(图版 9:8)。

枝、轴表皮的气孔器平均每平方毫米 5 个,以纺锤形为主,长 90—110 微米,宽 50—60 微米。其长轴与枝、轴的长轴平行。两个肾形保卫细胞壁的角质层明显加厚,并在气孔器的两极向内形成尖角状,向外形成唇状;在气孔器中央形成纺锤形或缝状的气孔腔,长 6—15 微米,宽 1—3 微米。形成气孔腔的保卫细胞壁的角质层呈新月形加厚(图版 9:1—3, 11, 12)。近圆形的气孔器长 60—100 微米,宽 60—70 微米(图版 9:4, 5, 13, 14)。每个气孔器被 6—8 个表皮细胞包围,不具有副卫细胞,属于无规则型(anomocytic-type)(图版 8:11)。扫描电镜下观察,气孔器表面形成长圆形凹陷,长 50 微米,宽 10 微米(图版 9:9)。在气孔器内面,两个保卫细胞之间的壁保存清晰(图版 9:10)。

3. 孢子囊壁

孢子囊壁角质层上的放射状和同心圆状皱纹没有明显的规律(图版 10:4),可能是在失水的情况下囊壁皱缩并经挤压作用形成的。孢子囊远端开裂边宽 50—100 微米,由两层表皮细胞(薄片上保存为两层重叠的角质层)及其之间的细胞所形成(图版 10:8—10)。这些细胞壁的加厚情况尚不清楚。靠近孢子囊基部的表皮细胞以长方形为主,长约 100 微米,宽约 30 微米(图版 10:11, 12)。靠近远端边的表皮细胞以等直径多边形为主,直径约 50 微米(图版 10:13, 14)。囊壁表皮的气孔器以圆形为主,直径 40—50 微米。其结构



图2 徐氏蕨复原图 Reconstruction of *Hsüa robusta*

与枝、轴表皮的气孔器一致。每个孢子囊约有 50 个保存清晰的气孔器,呈放射状分布(图版 10:1—3, 5, 6)。囊壁角质层上还大量分布一种不规则的环状物,直径 20—25 微米,环宽 1—4 微米(图版 10:7)。

根据上述研究,将徐氏蕨的自然形态复原成图 2。

三、徐氏蕨的分类位置

根据生殖枝二叉分枝和孢子囊顶生,圆形至肾形的特征,徐氏蕨属应归于顶囊蕨科^[9]。目前该科仅有两属: 顶囊蕨属 *Cooksonia* Lang 1937 和肾囊蕨属 *Renalia* Gensel 1976。

顶囊蕨是生活在晚志留世到早泥盆世的一种最原始的陆地植物。二叉分枝的轴顶生圆形至肾形的孢子囊^[14]。植物体基部形态和孢子囊开裂机制尚不清楚。徐氏蕨生殖枝的形态近似顶囊蕨,尤其与 *Cooksonia caledonica* Edwards 1970^[9] 很相似。但是,徐氏蕨以假单轴分枝,具有粗大的主轴和孢子囊沿远端边开裂等特征明显区别于前者。顶囊蕨的孢子囊个体较小,一般高不超过 2 毫米,宽不超过 3 毫米,并且轴宽不超过 2 毫米(表 3)。而徐氏蕨的孢子囊高可达 4.2 毫米,宽可达 8.2 毫米,轴宽可达 10 毫米。

表 3 属种简表 Table of genera and species

属 种 Genera and species	孢 子 囊 Sporangia		枝 宽 Width of branches (mm)	层位和产地 Horizon, Locality
	高 Height (mm)	宽 Width (mm)		
<i>Cooksonia pectoni</i> Lang 1937	1	1.5—2	0.25—1.5	S ₃ , England, Wales
<i>C. hemisphaerica</i> Lang 1937	0.96—2	1—2	0.25—1.5	S ₃ , England, Wales
<i>C. hemisphaerica</i> (amplified diagnosis by Edwards 1979)	0.2—2	0.3—2	0.25—1.6	S ₃ , South Wales
<i>C. caledonica</i> Edwards 1970	Globose: 1.2—2.0	1.3—2.2	0.4—1.8	D ₁ , Scotland
	Oval: 1.1—1.8	1.8—3.0		
<i>C. cambrensis</i> Edwards 1979	Forma α : 0.5—0.95	0.4—0.9	0.06—0.5	S ₃ , South Wales
	Forma β : 0.3—1.3	0.35—1.77		
<i>Renalia hueberi</i> Gensel 1976	0.75—2.5	0.75—3.5	main axes: 1—1.5	D ₁ , Canada, Quebec
			lateral branches: 0.5—0.8	
<i>Hsüa robusta</i>	0.8—4.2	1.0—8.2	main axes: 6—10	D ₁ , China, Yunnan
			lateral branches: 1.5—10	
			root-like branches: 0.3—1	

徐氏蕨具有肾囊蕨^[41]的主要特征。但是,前者主轴上产生了新的器官:根状枝和根托状枝。这对于形态简单的早期陆地植物是一个极重要的变化,也是区别这两属的主要点。肾囊蕨的生殖枝很小,1—2次二叉分枝,长不过1厘米。而徐氏蕨的生殖枝3—4次二叉分枝,长可达11厘米。

徐氏蕨主轴宽扁的形态与带蕨属 *Taeniocrada* 相似。但是,前者的孢子囊以肾形为主(图1、表2),全部顶生;而后的孢子囊为长卵形,顶生或侧生^[4]。二属明显不同。李星学和蔡重阳1978年在与徐氏蕨相同产地和层位的化石中描述了两“种”标本:沾益顶囊蕨 *Cooksonia zhanyiensis* Li et Cai 和粗壮带蕨 *Taeniocrada robusta* Li et Cai^[3]。本文认为这两种标本同属于徐氏蕨。

徐氏蕨孢子囊的形状和开裂方式与工蕨科 *Zosterophyllaceae* 各属^[13]相似,与古老石松类植物星木属 *Asteroxylon*^[16]相似,与镰蕨属 *Drepanophycus* 的囊形^[12]也相似。孢子囊开裂后形成相等的两瓣的特征也与工蕨科多数属相似。但是,工蕨科各属、星木属和镰蕨属的孢子囊都是侧生在轴上,比前者顶生囊的位置进化得多。

工蕨科的戈氏蕨属 *Gosslingia* 的腋生瘤位于不等二叉分枝的下部。其上具有维管束,被认为是一种小的枝。维管束在分枝部位下方先后两次不等二分叉,形成的两支侧枝维管束位于轴的同侧,互相垂直。连同主轴维管束共三枝。中间一枝进入腋生瘤,下面一枝和主维管束分别进入两个不等分枝^[8,10]。工蕨科的齿茎蕨属 *Crenaticaulis* 的腋生瘤位于侧枝的腋下。有的瘤上保留有残枝,被认为是根托状枝^[7]。徐氏蕨的轴生瘤、根状枝和根托状枝均位于侧枝腋部的上方。维管束也先后两次二分叉,形成的两支侧枝维管束位于轴的同侧,上下相对。先形成的一枝伸向侧枝,后形成的一枝伸向轴生瘤或根状枝或根托状枝。而主轴维管束继续沿主轴生长。从外部形态比较,尽管戈氏蕨和齿茎蕨的腋生瘤和根托状枝位于腋下;但是,戈氏蕨的维管束仍然保持先后两次二分叉,仍然是中间的一枝进入瘤和根托状枝,与徐氏蕨相似。因此,戈氏蕨和齿茎蕨的腋生瘤和根托状枝与徐氏蕨的轴生瘤和根托状枝等具有一定的演化关系。即它们的着生位置由腋部上方向腋下移动;位于轴同侧的两支侧枝维管束由上下相对的位置向互相垂直的位置移动。泥盆镰蕨的匍匐茎和根状茎的乳头状瘤上长有根^[47]。其形状、大小、分叉次数与徐氏蕨的根状枝很相似。星木的根状茎上长有二叉分枝的无叶小枝^[19],与徐氏蕨也有相似之处。

徐氏蕨气孔器与工蕨科的米尔顿工蕨 *Zosterophyllum myretonianum*^[15] 和奥纳塔沙顿蕨 *Sawdonia ornata* 的^[20]相似,同属于无规则型。米尔顿工蕨的气孔器被认为只具有一个大的保卫细胞^[15]。而徐氏蕨的气孔器则具有两个保卫细胞(图版9:10)。奥纳塔沙顿蕨的气孔器被认为具有3—5个副卫细胞^[20]。但是这些细胞与表皮细胞并无区别,不属于副卫细胞。徐氏蕨的气孔器与刺镰蕨 *Drepanophycus spinaeformis* 的不同。后者的气孔器具有两个副卫细胞,属于平列型(paracytic-type)^[18]。

上述讨论说明徐氏蕨是顶囊蕨科中的一个新属。它与工蕨科的亲缘关系密切,与古老石松类植物具有一定的演化关系。

四、有关顶枝演化的探讨

Zimmermann 把顶枝分为能育的和不育的两种,后者称为叶状枝^[21]。本文通过对徐氏

蕨分枝系统的研究以及有关资料的总结,对顶枝演化提出一些新的看法。

顶囊蕨的营养枝与生殖枝分化情况目前尚不清楚。徐氏蕨的营养枝与生殖枝分化不完全,同时产生了根状枝和根托状枝。比较进化的工蕨、鹿角蕨 *Rhynia* 和裸蕨 *Psilophyton* 的营养枝与生殖枝已完全分化。鹿角蕨的根状茎具假根。戈氏蕨和齿茎蕨的腋生瘤上长有根托状枝。星木的根状茎上长有二叉分枝的无叶小枝。泥盆镰蕨的匍匐茎和根状茎上长有与徐氏蕨根状枝相似的根。上述资料说明:水生藻类向陆地植物演化的过程中,原始顶枝具有吸收、营养和生殖三种功能。具有吸收功能的根状枝较早地从原始顶枝中分化出来。而营养枝与生殖枝的完全分化要稍后一些时间。直立生长兼具营养和生殖功能的顶枝在复杂的陆地环境中完成营养枝和生殖枝分化的同时,逐渐产生茎上的叶。而生活在地下稳定环境里的根状枝逐渐向根发展,经过长期演化,产生了特有的根冠,形成根系;但形态上仍保持许多原始特征。上述顶枝演化过程说明根(目前指蕨类的不定根)与茎同源,是由原始顶枝逐渐演化来的。

五、有关早期陆地植物系统演化的探讨

早期陆地植物孢子囊的着生位置、形状和开裂方式与它们在系统演化中的地位关系密切。Banks 等认为,早期陆地植物主要有两种类型:鹿角蕨型(*Rhynia*-type)和工蕨型(*Zosterophyllum*-type)。前者孢子囊顶生,纺锤形,纵裂。后者孢子囊侧生,圆形至肾形,沿远端边开裂。前者向裸蕨型(*Psilophyton*-type)演化。后者向石松型(*lycopod*-type)演化^[6]。至于鹿角蕨型和工蕨型的起源,是多元演化还是单元演化,看法不一。目前认为最古老的陆地植物是生活在晚志留世的顶囊蕨属的古老种,顶生圆形孢子囊,属于鹿角蕨型。1976 年建立的肾囊蕨属以顶生圆形至肾形孢子囊沿远端边开裂的特征,可能成为连接顶囊蕨和工蕨的一个环节。而徐氏蕨孢子囊顶生的形态,无疑是从顶囊蕨演化来的。同时,孢子囊圆形至肾形的形状,沿远端边开裂的方式以及气孔器和根托状枝的形态都与工蕨科相似。因此,徐氏蕨的出现进一步确定了顶囊蕨和工蕨之间的演化关系。可以认为,顶囊蕨向徐氏蕨演化的过程中,随着顶生孢子囊的枝的缩短,孢子囊由顶生向侧生演化,形成工蕨型植物。如果同时随着小型叶的产生,就会向古老石松类植物演化。此外,鹿角蕨型的纺锤形孢子囊则是由顶囊蕨的圆形孢子囊纵向生长演化来的。因此,鹿角蕨型和工蕨型植物都是从顶囊蕨的古老种演化来的,属于单元演化。

参 考 文 献

- [1] 卢礼昌, 1980: 云南沾益龙华山泥盆纪小孢子及其地层意义, 南京地质古生物研究所集刊, 第 14 号: 1—62。
- [2] 卢礼昌、欧阳舒, 1976: 云南曲靖翠峰山下泥盆统徐家冲组孢子组合, 古生物学报, **15** (1): 21—40。
- [3] 李星学、蔡重阳, 1978: 西南地区早泥盆世地层的标准剖面及其植物组合的划分与对比, 地质学报, **52** (1): 1—14。
- [4] Andrews, H. N., 1961: *Studies in paleobotany*. John Wiley & Sons. 487 pp.
- [5] Banks, H. P., 1968: The early history of land plants. In: E. T. Drake, (ed.), *Evolution and Environment*. Yale University Press. New Haven. p. 73—107.
- [6] ———, 1970: *Evolution and plants of the past*. Wadsworth. 170 pp.
- [7] ——— and M. R. Davis, 1969: *Crenaticaulis*, a new genus of Devonian plants allied to *Zosterophyllum* and its bearing on the classification of early land plants. *Am. J. Bot.* **56** (4): 436—449.
- [8] Edwards, D., 1970: Further observations on the Lower Devonian plant *Gosslingia breconensis*

- Heard. *Phil. Trans. R. Soc. London* 258B: 225—243.
- [9] ———, 1970: Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain. *Palaeontology* 13(3): 451—461.
- [10] ——— and H. P. Banks, 1965: Branching in *Gosslingia breconensis*. *Am. J. Bot.* 52(6): 636 (abstr.).
- [11] Gensel, P. G., 1976: *Renalia hueberi*, a new plant from the Lower Devonian of Gaspé. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 22(1): 19—37.
- [12] Grierson, J. D. and F. M. Hueber, 1968: Devonian lycopods from northern New Brunswick. In: D. H. Oswald (ed.), *International Symposium on the Devonian System*. Alberta Soc. petrol. Geol., Calgary, Canada, 2: 823—836.
- [13] Hueber, F. M., 1972: *Rebuchia ovata*, its vegetative morphology and classification with the *Zosterophyllophytina*. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 14: 113—127.
- [14] Lang, W. H., 1937: On the plant remains from the Downtonian of England and Wales. *Phil. Trans. R. Soc. London* 227B: 245—291.
- [15] Lele, K. M. and J. Walton, 1961: Contributions to the knowledge of *Zosterophyllum myرتونιον* Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Angus. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* 64(17): 469—475.
- [16] Lyon, A. G., 1964: The probably fertile region of *Asteroxylon mackiei* K. and L., *Nature* 203 (4949): 1082—1083.
- [17] Schweitzer, H. -J., 1980: Über *Taeniophyton inopinatum*, *Protolycopodites devonicus* und *Cladoxylon scoparum* aus dem Mitteldevon von Wuppertal. *Palaeontographica* Abt. B173: 1—25.
- [18] Stubblefield, S. and H. P. Banks, 1978: The cuticle of *Drepanophycus spinaeformis*, a long-ranging Devonian lycopod from New York and eastern Canada. *Am. J. Bot.* 65(1): 110—118.
- [19] Taylor, T. N., 1981: *Paleobotany: an introduction to fossil plant biology*. McGraw-Hill. 589 pp.
- [20] Zdebska, D., 1972: *Sawdonia ornata* (= *Psilophyton princeps* var. *ornatum*) from Poland. *Acta Palaeobot.* 13(2): 77—98.
- [21] Zimmermann, W., 1952: Main results of the “Telome Theory”. *Palaeobotanist* 1: 456—470.

HSÜA ROBUSTA, A NEW LAND PLANT FROM THE LOWER DEVONIAN OF YUNNAN, CHINA

LI CHENG-SEN

(Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

A new psilophytic plant, *Hsüa robusta*, is found in the Xujiachong Formation (Emsian) of the Lower Devonian from the Qüjing (= Kütsing) district of Yunnan, China. This plant is tentatively referred to the Cooksoniaceae of Rhyniales.

Hsüa gen. nov.

Type species: *Hsüa robusta* (Li et Cai) C. S. Li.

Diagnosis: Plants erect and then creeping. Main axes dividing pseudomonopodially and bearing dichotomous lateral branches which somewhat differentiate into vegetative and fertile ones, with dichotomous root-like and rhizophore-like appendages. Sporangia terminal, round to reniform or wide reniform, dehiscing along distal margin into two equal halves. Spores homosporous, trilete. Stomata anomocytic. Protostele centarch.

Hsüa robusta (Li et Cai) C. S. Li, comb. nov.

Cooksonia zhanyiensis Li et Cai, Acta Geologica Sinica, **52** (1) 1978, p. 10, pl. II, fig. 6. — *Taeniocrada robusta* Li et Cai, ib. p. 10, pl. II, fig. 7—14.

Diagnosis: Characters same as in generic diagnosis. Main axes 6—10 mm wide and at least 24 cm long, with vascular strands 1.2—2.4 mm across. Fertile branches 3—4 times equally or unequally dichotomous, 10—1.5 mm in width and up to 11 cm in length, possessing a vascular bundle of 0.5 mm in its greatest diameter. Branches circinately coiled in apical regions. Axial tubercles, root-like and rhizophore-like appendages arising from the main axes usually anterior to the lateral branches. Axial tubercle round with a diameter of 2.2—2.4 mm, having a vascular bundle about 1 mm across. Root-like branches 3 times bifurcate, 1—0.3 mm wide and up to 1.5 cm long, with a vascular bundle about 0.1 mm across. Rhizophore-like appendages forked, 3—1.7 mm in width, possessing a vascular bundle of 0.7 mm in its greatest diameter. Root-like protuberances sometimes arising from rhizophore-like branches. Epidermal cells of axes generally elongate, measuring 60—290 μ by 25—60 μ . Stomata mainly fusiform, 90—110 μ long and 50—60 μ wide, consisting of a pair of guard cells enclosing a pore 6—15 μ in length and 1—3 μ in width. Cuticle of guard cells quite thick. Stomatal density about 5 per mm². Sporangia 0.8—4.2 mm high, 1.0—8.2 mm across, usually having a dehiscent distal border which measures 50—100 μ broad. Demarcation between sporangium and its stalk quite clear. Epidermal cells of basal part of sporangial walls elongate, about 100 μ long and 30 μ wide, but those of distal part isodiametrically polygonal, about 50 μ in diameter. Stomata, radially arranged scattering over sporangial walls, generally round about 50 μ in diameter and 50 per sporangium. Spores round, 18—36 μ (average 27 μ) in

diameter, and smooth. Tracheids of protoxylem about 10μ across; those of metaxylem about 30μ across, with scalariform thickening.

This plant is similar to *Renalia hueberi* Gensel in general morphology, but differs from the latter in possessing root-like and rhizophore-like branches.

The generic name is derived from Prof. Hsü Jen.

This paper is a thesis for M. Sc.

Explanations for Plates

Plate 3: 1. Mature plants (holotypical specimen); 2. An immature plant; 3. An immature fertile branch with two terminal round sporangia. Same as fig. 2. (arrowed); 4. A main axis with lateral branches; 5—6. Showing vascular bundles dividing.

Plate 4: 1. Eleven main axes, with fertile branches; 2. Two main axes forking, with an immature vegetative branch which is unequally dichotomous; 3. A vegetative branchlet (arrowed).

Plate 5: 1. An equally dichotomous lateral branch (fertile); 2. An unequally dichotomous branch; 3. A branch circinately coils in apical region; 4—6. An axial tubercle (arrowed); 6. Film pulls from the tubercle; 7. Two terminal sporangia without a stalk.

Plate 6: 1—2. A root-like branch and counterpart; 3—4. A rhizophore-like branch (arrowed) and counterpart; 5—7. Rhizophore-like branches, with root-like branches; 8. A root-like branch.

Plate 7: 1—6. Round to reniform or wide reniform sporangia; 7—9. Sporangia dehiscing into two equal halves along distal margin; 10—13. Growing process of sporangia with a stalk; 14—15. Sporangia with a short stalk; 16—18. Spores.

Plate 8: 1—2. Transverse sections through vascular bundles of main axes; 3. A scalariform tracheid (arrowed). Same as fig. 2; 4. Cast of a tracheid; 5. Tracheids showing scalariform thickening; 6—9. Longitudinal sections through vascular bundles of main axes, showing scalariform tracheids, some possessing scalariform-reticulate thickening (arrowed); 9. Showing tapering end of tracheids; 10. Cuticle with elongate and isodiametrically polygonal epidermal cells of axis; 11. A stoma surrounded by epidermal cells.

Plate 9: 1—3. Fusiform stomata; 4—5. Round stomata; 6—14. Cuticles under SEM: 6. Inner surface of cuticle with elongate epidermal cells; 7. Basal part of An epidermal hair (arrowed); 8. Microtubercles on surface of epidermis; 9. Outer surface of a stoma; 10—14. Inner surface of stomata, showing cuticular thickening of walls of guard cells; 10. Showing the radial wall of guard cells (arrowed).

Plate 10: 1. A sporangium; 2—14. Sporangial film pulls; 2. Same as fig. 1; 3. Stomata arrange over sporangial wall. Same as fig. 2; 4. Secondary cuticular folds scattered over sporangial wall; 5—6. Stomata; 7. A round body (arrowed); 8—10. Dehiscence distal borders; 11—12. Elongate epidermal cells (arrowed) of basal part of sporangial wall; 12. Same as fig. 11; 11—14. Isodiametrically polygonal cells (arrowed) of distal part of sporangial wall with a stoma; 14. Same as fig. 13.